CONIDIOGENESE ET CONIDIOPHORES CHEZ

CLADOSPORIUM HERBARUM (PERS.) LINK ex S.F. GRAY et CLADOSPORIUM CLADOSPORIOIDES (FRESEN.) DE VRIES

par M.-F. ROQUEBERT*

RÉSUMÉ. – L'étude ultrastructurale de la formation blastique des conidies et de la repousse latérale du conidiophore de C. herbarum montre que pour les deux phénomènes étudiés, la nature des relations pariétales entre deux éléments dépend du degré de différenciation de la paroi d'origine. Les résultats conduisent à conclure à la valeur toute relative des concepts de holo- et entéroblastie.

SUMMARY. — Ultrastructural study of blastic conidiogenesis and conidiophore proliferation of C. herbarum shows that relationships between the mother cell and the younger one is dependent on the degree of differentiation of the original wall. The holo- and enteroblastic nature of conidiogenesis is discussed.

La distinction de deux modes de conidiogenèse holo- et entéroblastique a été introduite, au vu d'observations réalisées principalement en microscopie photonique (in KENDRICK, 1971). Depuis ce temps, elle constitue le support d'une dichotomie sur laquelle repose la systématique des champignons conidiens se multipliant par bourgeonnement.

Cependant, l'examen des résultats obtenus en microscopie électronique et leur interprétation conduisent à remettre en question le caractère tranché de cette séparation (MADELIN, 1979, COLE et SAMSON, 1979 et COLE et KENDRICK, 1981).

Les diverses sortes de cellules conidiogènes, l'ordre de formation et le groupement des conidies auxquelles elles donnent naissance restent des caractères plus nets et utilisables dans la pratique (COLE et SAMSON, loc. cit.).

^{*} Laboratoire de Cryptogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle. 12 rue Buffon, 75005 Paris. L.A. 257 (CNRS).

CRYPTOGAMIE, MYCOLOGIE (Cryptog., Mycol.) TOME 2 (1981).

Après avoir étudié le mode de fonctionnement des phialides, cellules sporogènes à croissance définie dont les conidies sont formées, en succession basipète (ROQUEBERT, 1976 et 1981), nous nous proposons d'aborder ici l'étude de la conidiogenèse acropète, à partir de cellules dont croissance poursuit durant la période de fertilité.

Dans la classification expérimentale de HUGHES (1953), les champignons de ce type constituent une section à part définie par les caractères de la cellule conidiogène alors que les autres sections sont, pour la plupart basées sur le mode de conidiogenèse. Les deux aspects de l'activité de la cellule conidiogène sont également importants et doivent, pour certains auteurs, être traités séparément (PIROZYNSKI, 1971).

Les travaux portant sur la structure d'une cellule conidiogène à croissance continue sont encore peu nombreux (HAMMILL, 1973, REISINGER et OLA'H, 1974; HARVEY, 1974). Le développement acropète de conidies successives a été observé par HASHMI et al. (1973) puis par ELLIS et GRIFFITHS chez plusieurs Torula (1975 m et b, 1976 et 1977). Pour ces derniers, l'initiale conidienne progresse à la faveur d'une modification structurale de la paroi de la cellule-mère, visualisée dans le cas des Torula par l'absence localisée de pigments mélaniques.

L'étude que nous présentons ici porte principalement sur Cladosporium herbarum (Pers.) Link, ex S. F. Gray. Hyphomycète dématié dont le conidiophore continue de s'accroître en même temps que se forment les conidies. Nous exposerons aussi la conidiogenèse de C. cladosporioides (Fresen.) de Vries qui s'en distingue par le conidiophore à croissance définie. Nous essaierons de comparer les mécanismes pariétaux au cours des deux phases, distinctes mais synchrones, et de préciser leurs caractères respectifs.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La souche de Cladosporium herbarum a été isolée à la surface de pétioles de Juglans regia récoltés en région toulousaine.

Cladosporium cladosporioides provient de tiges de Typha sp. récoltées en Loire Atlantique (Mycothèque Muséum nº 3280).

Pour les deux champignons nous avons observé simultanément du matériel frais directement prélevé sur l'hôte et du matériel obtenu en culture. Cette dernière technique a été utilisée en raison de la possibilité qu'elle offre d'observer des stades juvéniles précis, pour l'étude du bourgeonnement acropète des conidies.

La technique de fixation employée est identique pour l'observation en microscopie électronique à transmission et à balayage (ROQUEBERT, 1981).

Pour révéler les composants polysaccharidiques des parois nous avons utilisé le test P.A.T.Ag. (THIÉRY, 1967).

Enfin, tous les examens en balayage ont été effectués après passage au point critique (COLE et SAMSON, 1979).

RESULTATS

DÉVELOPPEMENT DES CLADOSPORIUM EN CULTURE :

Dans une culture de C. herbarum, les premières figures de sporulation apparaissent après environ 36 heures de développement mycélien.

Les filaments sporogènes ne sont pas alors optiquement différents de l'hyphe végétative qui les porte. Ils sont dressés, cloisonnés, mélanisés vers la base et comme toute hyphe en voie de développement, s'accroissent par le sommet. Dans la région subapicale du conidiophore en croissance, on observe une cloison transversale qui individualise la cellule terminale du filament. Son caractère fertile s'exprime par la formation d'un bourgeon conidien apical qui se développe en une conidie allongée. Soixante minutes plus tard se forme, juste endessous de cette première spore axiale, une repousse latérale qui s'élargit bientôt en ébauche puis en conidie (Pl. I, fig. 1 à 5). Dans le même temps, une deuxième conidie se forme au sommet de la première.

OBSERVATION EN MICROSCOPIE PHOTONIQUE

En microscopie photonique, la continuité entre la paroi des conidies et celle du filament qui leur
donné naissance est apparente. La conidiogenèse s'effectue à partir d'éléments (filament ou conidie) juvéniles, dont la paroi est, par conséquent, peu différenciée. Elle conserve donc une certaine plasticité qui se traduit par l'absence apparente de rupture au cours des formations exogènes. L'observation des coupes fines permet de préciser la nature de ces relations pariétales.

OBSERVATION EN MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE

A) Conidiogenèse

- La première conidie prend naissance à l'apex d'un filament en croissance dont la paroi est essentiellement constituée d'une couche hyaline mince, homogène, dont l'épaisseur s'accroît au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'apex, en même temps qu'elle acquiert une structure plus complexe. L'enveloppe conidienne provient de l'étirement de cette strate hyaline autour d'une protubérance apicale. De même que la paroi du filament se différencie vers l'arrière, la paroi de la conidie mûrit progressivement; elle sera finalement constituée d'une couche profonde C, hyaline, homogène, d'épaisseur uniforme, bordée extérieurement par une couche dématiée, plus mince (B), présentant des aspérités de surface dont l'amplitude augmente avec l'âge (Pl. II). L'ensemble est limité par une pellicule externe A (Pl. II).
- La formation d'une conidie de deuxième ordre à partir de la première spore implique un affaiblissement de la coque pariétale différenciée, On peut en effet observer chez C. herbarum comme chez C. cladosporioides que les couches externes sont rompues sous la poussée d'une excroissance cytoplasmique entourée de la couche C qui s'étire et progresse avec l'ébauche conidienne

(Pl. II, fig. 1, 2, 3). Comme précédemment, les constituants externes de cette jeune paroi se forment rapidement autour de la couche profonde. Cette reconstitution presque immédiate et la faible différenciation de la paroi d'origine expliquent l'apparente continuité pariétale entre les conidies mère et fille (Pl. II, fig. 5).

Par contre, si la différenciation de la conidie-mère est plus marquée (Pl. III, fig 5), chez une conidie plus âgée par exemple, la sortie de l'ébauche conidienne de deuxième ordre cause une rupture beaucoup plus profonde qui touche non seulement les couches externes A et B mais encore une partie de C. C'est alors une strate interne de C qui se développe et progresse à travers les composants externes.

Lorsque la jeune conidie atteint sa taille définitive elle est individualisée par une cloison qui s'effectue dans la zone amincie entre les deux éléments sporaux. Cette cloison est formée de deux lames épaisses, mélanisées, se prolongeant latéralement vers les corps cellulaires dans l'épaisseur de la paroi latérale (Pl. III, fig. 3 et 4). Ainsi se forment deux cupules symétriques appliquées l'une à la base de la conidie-fille, l'autre au sommet de la conidie-mère.

D'une façon générale, les cloisons interconidiennes sont percées d'un pore central obturé par des corps de Woronine. La rupture des composants latéraux du septum permet la libération de la conidie qui emporte la cupule distale. Le sommet de la cellule conidiogène est fermé par la cupule proximale qui s'insinue latéralement sous les composants pariétaux qu'elle double sur une certaine longueur (Pl. IV, fig. 1). Le détachement de la spore cause la formation d'une cicatrice au sommet de la cellule génératrice (conidiophore ou conidie). Cette cicatrice est constituée d'un épaississement annulaire entourant un plateau lisse, bombé, percé d'un pore. L'observation des coupes à ce niveau montre que les composants de l'anneau sont les couches A et B qui sont rompues tandis que le plateau central est constitué par la couche inférieure du septum.

B) Conidiophore

Chez C. herbarum, en même temps que se poursuit ainsi la conidiogenèse acropète, un nouvel apex fertile entre en fonction, au sommet du conidiophore, sous la conidie apicale. La genèse conidienne s'y déroule selon le processus que nous venons de décrire pour le premier apex.

Le sommet du filament étant solidement obturé par la cloison conidienne, la reprise de croissance de la cellule fertile va s'effectuer non pas dans l'axe de la première conidie mais latéralement. D'abord horizontale, la repousse tend à devenir verticale, rejetant sur le côté les vestiges de la conidiogenèse précédente (Pl. IV et schéma 1).

En situation sub-apicale, la paroi du conidiophore a une structure analogue à celle de la spore : pellicule externe A, plus ou moins décollée de la couche sous-jacente B homogène, appliquée à la couche profonde C de structure lamellaire. A etB sont incontestablement dématiées (Pl. IV, fig. 1). Au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'apex, la couche C est le siège d'une pigmentation qui

s'effectue progressivement et gagne peu à peu en profondeur. Les granulations pigmentaires, réparties le long des fibres constitutives de la couche C, soulignent, à posteriori, la disposition relative des strates pariétales. Cette stratification facilite l'observation de l'organisation de la paroi et permet, par suite, de comprendre sa genèse.

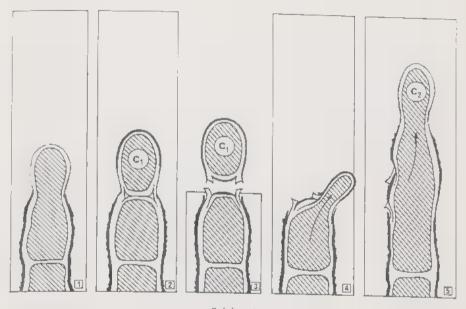


Schéma 1

Conidiogenèse et accroissement du conidiophore de C. herbarum. — 1, 2, 3 : Premier niveau de genèse conidienne: 4 : Repousse du conidiophore; 5 : Deuxième niveau de genèse conidienne.

Par ailleurs la présence au niveau de la repousse latérale de nombreuses microvésicules cytoplasmiques situées dans la paroi, au contact du plasmalemme, permet de localiser les zones actives de synthèse pariétale.

Ainsi on peut observer que la paroi de la repousse tire son origine d'un côté de la couche C de la paroi latérale, et de l'autre côté d'une couche profonde de la lame inférieure du septum conidien (Pl. IV, fig. 1 et schéma 1). Les couches pariétales les plus internes s'accroissent ainsi de manière préférentielle autour de la repousse cytoplasmique qu'elles enveloppent, causant la rupture des strates externes non plastiques. L'observation des photos de la planche IV révèle clairement le développement de ces couches endogènes superposées avec, au niveau de chaque cicatrice d'insertion conidienne, l'étirement et la rupture des strates mélanisées. En se développant vers l'extérieur, la paroi du nouvel apex acquiert

la fonction de paroi externe du conidiophore. Celle-ci provient alors, par délaminations successives étagées, de la couche interne de la paroi de la cellule d'origine.

DISCUSSION

L'étude de la conidiogenèse de C. herbarum et C. cladosporioides montre que chez ces champignons le caractère holo- ou entéroblastique est essentiellement dépendant du degré de maturation de la paroi d'origine. La différenciation pariétale s'effectue progressivement des régions les plus jeunes vers les régions plus âgées en un temps plus ou moins long qui peut être influencé par les conditions de développement. Au sommet d'un conidiophore en croissance, où la paroi n'est pas encore structurée, la formation de la première conidie s'effectue par simple étirement (holoblastique). Le mode d'évagination d'une conidie de deuxième ordre à travers la paroi de la cellule-mère peut varier quelque peu selon l'état de maturation de celle-ci. Selon HASHMI et al. (1973) il peut s'écouler, chez C. herbarum, de 30 à 60 minutes entre l'achèvement d'une conidie de premier ordre et la sortie du bourgeon suivant. On peut s'attendre à ce que l'état de maturité de la conidie-mère ne soit pas rigoureusement le même à chaque émission. En effet, nous avons pu mettre en évidence que la rupture qui accompagne la sortie du bourgeon de deuxième ordre est d'autant plus profonde que la paroi sporale est plus différenciée (Pl. 111, fig. 5). Elle intéresse soit les couches les plus externes A et B soit A, B et une partie de C. Ainsi, le même Cladosporium peut présenter à la fois les caractères d'une genèse holoblastique et entéroblastique. Cette apparente dualité dans le mode de bourgeonnement a déjà été observée en particulier par GAY et MARTIN (1971) chez les Levures du type Saccharomyces cerevisiae.

Par ailleurs, ces résultats confirment l'interprétation de MADELIN (1979) concernant la conidiogenèse «holoblastique» de deux champignons porosporés : Stemphylium botryosum et Ulocladium atrum (CARROLL, 1972 et CARROLL et CARROLL, 1974 a) où les conditions de cultures particulièrement «favorables» en accélérant le rythme de conidiation peuvent modifier l'apparence de la genèse conidienne qui s'effectue alors au niveau d'une paroi immature.

L'édification de la jeune paroi se fait selon un processus d'intussusception de nouveau matériel à partir du cytoplasme, comme en témoignent les microvésicules accumulées sur les lieux de synthèse (Pl. II et pl. IV, fig. 1). Son extériorisation cause un contraste plus ou moins grand par rapport à la cellule-mère, selon la profondeur de la rupture que sa sortie occasionne. Il est difficile d'appliquer une valeur descriptive à un phénomène qui peut varier, pour un même organisme, en fonction de l'âge et des conditions de culture.

Par ailleurs, le bourgeonnement est particulièrement visualisé par la mélanisation des parois qui, chez les Dématiés, est liée à la différenciation et susceptible de progresser après la genèse conidienne. L'intensité et la profondeur de la pigmentation peuvent varier et finissent par donner un aspect stratifié à la paroi qui peut conduire à des interprétations diverses. Dans le cas de la repousse des conidiophores de C. herbarum, la pigmentation souligne, à posteriori, la passivité et la tupture des strates externes et confirme la plasticité de la plus interne. Les figures controversées de la genèse conidienne des porosporées peuvent relever d'un processus du même ordre. A une conidiogenèse «holoblastique» telle que la rapportent CARROLL (1972), CARROLL et CARROLL (1974a), et BROTZMAN et al. (1975), la mélanisation, en respectant toujours une strate interne hyaline pourrait donner une apparence entéroblastique.

La connaissance des stades successifs et de l'évolution naturelle des figures de conidiogenèse est donc indispensable à la compréhension du mécanisme. La pigmentation, par le contraste accru qu'elle provoque, peut être utile aux plans de l'observation et de l'identification mais il faut se garder d'attribuer aux figures qu'elle révèle une signification ontogénique stricte.

L'importance des propriétés du septum interconidien a été discutée par MADELIN (1979) pour qui trois facteurs peuvent intervenir dans le type de disposition caténée : le moment de la formation du septum, son degré de différenciation et les caractéristiques du pore.

Nous n'avons pas de données précises concernant le moment de la formation du septum chez Cladosporium. Par contre nous avons pu observer que les cloisons sont percées d'un pore à proximité duquel on observe régulièrement des corps de Woronine. La présence de ces organites, également mise en évidence par ELLIS et GRIFFITHS dans les chaînes acropètes du type Torula contraste avec leur absence remarquée dans les chaînes basipètes d'Hyphomycètes phialidés (CARROLL et CARROLL, 1974 b; ROQUEBERT, 1981).

De la même façon, alors que les cloisons des chaînes basipètes ne sont que faiblement ou tardivement différenciées, celles des Cladosporium sont le siège d'une pigmentation profonde qui intéresse non seulement les lames mais leurs prolongements latéraux. En limitant ainsi la plasticité des parois au niveau de la zone commune, cette différenciation pourrait bien intervenir dans la construction de la chaîne de spores et dans la repousse de la cellule génératrice. Elle empêche l'élargissement et l'accroissement de la zone sous septale qui se produit dans les chaînes basipètes des Aspergillus par exemple. La prolifération latérale s'effectue à travers la paroi du conidiophore, par étirement d'une couche indifférenciée de la cloison apicale. Ce mécanisme est le même que celui que nous avons décrit dans la genèse des ramifications mycéliennes latérales ou des verticilles de phialides (ROQUEBERT, 1981). Il se retrouve d'ailleurs dans les formations sympodiales hyalines ou dématiées du type Chloridium chlamydosporum (HAMMILL, 1972), Tritirachium roseum (HAMMILL, 1973), Plejocheta setosa (HARVEY, 1974) et Alysidium resinae (ELLIS et GRIFFITHS, 1977), Pigmenté ou non le septum est donc le siège d'une différenciation irréversible s'effectuant sur deux fronts parallèles à partir du sillon médian. Seule une strate inférieure, au contact du plasmalemme cellulaire est susceptible de s'accroître indépendamment des autres.

En conclusion, chez les Cladosporium étudiés, la genèse conidienne et la repousse du conidiophore relèvent d'un mécanisme fondamental unique.

Il s'agit de l'accroissement préférentiel d'une strate interne de la paroi d'origine qui entraîne les couches externes. Selon le degré de différenciation de la paroi au point d'émergence, ce mouvement exogène peut s'accompagner d'un simple étirement ou d'une rupture visible. La traduction observable de la genèse conidienne dépend, dans une certaine mesure, du lieu où elle se produit, de son synchronisme avec le développement mycélien et du rythme d'élaboration des éléments propagateurs.

BIBLIOGRAPHIE

- BROTZMAN H.G., CALVERT O.H., BROWN M.F. and WHITE J.A., 1975 Holoblastic conidiogenesis in Helminthosporium maydis. Can. J. Bot. 53: 813-817.
- CARROLL F.E., 1972 A fine structural study of conidium initiation in Stemphylium batryosum, J. Cell. Sc. 11:33-47.
- CARROLL F.E. and CARROLL G.C., 1974 The fine structure of conidium initiation in Ulocladium atrum. Can. J. Bot. 52: 443-446.
- CARROLL G.C. and CARROLL F.E., 1974 b The fine structure of conidium development in Phialocephala dimorphospora. Can. J. Bot. 52: 2119-2128.
- COLE G.T. and SAMSON R.A., 1979 Patterns of development in conidial fungi. Pitman Ed. Londres.
- COLE G.T. and KENDRICK W.B., 1981 Biology of conidial fungi. Pitman Ed. Londres.
- ELLIS D.H. and GRIFFITHS D.A., 1975 a The fine structure of conidial development in the genus Torula. I. Torula herbarum and T. herbarum f. quaternella. Can. J. Microbiol. 20:1661-1675.
- ELLIS D.H. and GRIFFITHS D.A., 1975 b Id. II. T. calligans and T. terrestris. Can. J. Microbiol. 21: 1921-1929.
- ELLIS D.H. and GRIFFITHS D.A., 1976 Id. III. T. graminis Desm. Can. J. Microbiol. 22:858-866.
- ELLIS D.H. and GRIFFITHS D.A., 1977 The fine structure of conidiogenesis in Alysidium resinae (= Torula ramosa), Can. J. Bot. 55: 676-684.
- GAY J.L. and MARTIN M., 1971 An electron microscopic study of bud development in Saccharomyces ludwigii and Saccharomyces cerevisiae. Arch. Mikrobiol. 78: 145-157.
- HAMMILL T.M., 1972 Electron microscopy of conidiogenesis in Chloridium chlamydosporis, Mycologia 64: 581-585.
- HAMMILL T.M., 1973 Fine structure of conidiogenesis in the holoblastic sympodial Tritirachium roseum. Can. J. Bot. 51: 2033-2036.
- HARVEY 1.C., 1974 Light and electron microscope observations of conidiogenesis in Pleiocheta setosa (Kirchn.) Hughes. Protoplasma 82:203-221.
- HASHMI M.H., MORGAN-JONES G. and KENDRICK W.B., 1973 Conidium ontogeny in Hyphomycetes. The blastoconidia of Cladosporium herbarum and Torula herbarum. Can. J. Bot. 51:1089-1091.
- HUGHES S.J., 1953 Conidiophores, conidia and classification. Can. J. Bot. 31:577-659.
- KENDRICK W.B., 1971 Conclusions and recommandations. In Taxonomy of Fungi Imperfecti, B. Kendrick Ed. Univ. of Toronto Press. Toronto (253-262).

- MADELIN M.F., 1979 An appraisal of the taxonomic significance of some different modes of producing blastic conidia. *In*: The whole fungus, 1. B. Kendrick Ed. Nal. Mus. Can. Pub.: 63-79.
- PIROZINSKI K.A., 1971 Characters of conidiophores as taxonomic criteria. In: Taxonomy of Fungi Imperfecti. B. Kendrick Ed. Univ. of Toronto Press. Toronto: 37-49.
- REISINGER O. et OLA'H G.M., 1974 Étude ultrastructurale et cytochimique de la conidiogenèse chez Beauveria bassiana (Bals.) Vuill. Can. J. Microbiol. 20: 1387-1392.
- ROQUEBERT M.F., 1976 Données récentes sur l'ontogénie des phialospores. Rev. de Myc. 41: 207-221.
- ROQUEBERT M.F., 1981 Analyse des phénomènes pariétaux au cours de la conidiogenèse chez quelques champignons microscopiques. Mémoires Mus. Nat. Hist. Nat., 130 p.
- THIÉRY J.P., 1967 Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. J. Microsc. 6:987-1018.

LÉGENDES DES PLANCHES

PLANCHE I. — Cladosporium herbarum, M. O. Fig 1 à 5 : 1 = temps 0; 2 = 40'; 3 = 60'; 4 = 90'; 5 = 120'. Fig. 6 et 7 : Conidiophores de Cl. herbarum. M.E.B. Les cicatrices conidiennes étagées sont formées d'un bourrelet circulaire (B) entourant un dôme central (Dc) percé d'un pore P. Fig. 8 et 9 : Conidiophores de Cl. cladosporioides. M.E.B. Les cicatrices conidiennes, ici groupées au sommet du conidiophore, ont la même structure que celles de Cl. herbarum.

PLANCHE II. — Cl. cladosporioides. M.E.T., Coloration P.A.T.Ag. Échelle : 1µm. Fig. 1 : Premier stade de bourgeonnement conidien acropète. Fig. 2 : Détail de 1. Les couches A et B de la paroi conidienne sont rompues sous la poussée d'un bourgeon cytoplasmique enveloppé de la couche C, étirée. Fig. 3 et 4 : Ébauches conidiennes plus avancées. Le contenu cytoplasmique y est riche en microvésicules (m v). Fig. 5 : Les couches A et B ≡ reconstituent autour de C au fur et à mesure que le bourgeon conidien se développe. N : noyau.

PLANCHE III. M.E.T. Échelle: 1 µm. Fig. 1: Cl. herbarum. Ramo-conidie montrant deux cicatrices apicales situées dans 2 plans différents. Fig. 2: Cl. cladosporioides. Individualisation de la conidie secondaire par un septum. On notera, entre les deux conidies, la continuité de la paroi dans l'intégralité de ses composants. S: septum. Fig. 3: Cl. herbarum. Libération précoce d'une conidie. Le septum est différencié en deux cupules symétriques (Cp). La rupture des strates externes (têtes de flèches) entraîne la formation d'un épaississement circulaire autour du dôme formé par la cupule centrale. Fig. 4: Début de bourgeonnement secondaire à partir d'une conidie âgée, à paroi nettement différenciée. L'extériorisation de l'ébauche conidienne s'accompagne, ici, de la rupture des strates externes et d'une partie de C.

PLANCHE IV. – Cl. herbarum. Échelle : 1 µm. Fig. 1 : Sommet d'un conídiophore en croissance. On peut y observer la cicatrice d'insertion d'une conidie apicale; elle est composée d'un bourrelet latéral (B) en continuité avec les couches externes A et B, entourant le dôme central qui s'insinue latéralement dans la couche C. Le pore est obturé par un corps de Woronine. La repousse du conidiophore est déviée sur le côté (flèche), m v : microvésicules. D c : dôme central. Fig. 2 : Conidiophore ágé fortement mélanisé, montrant la disposition des strates pariétales dans la zone fertile. Ci : cicatrices. Fig. 3 : Détail d'une cicatrice d'insertion montrant l'origine endogène de la paroi de la repousse (qui s'effectue dans le sens de la flèche). Les strates pariétales externes sont successivement rompues (têtes de flèches). (M. E. T.).

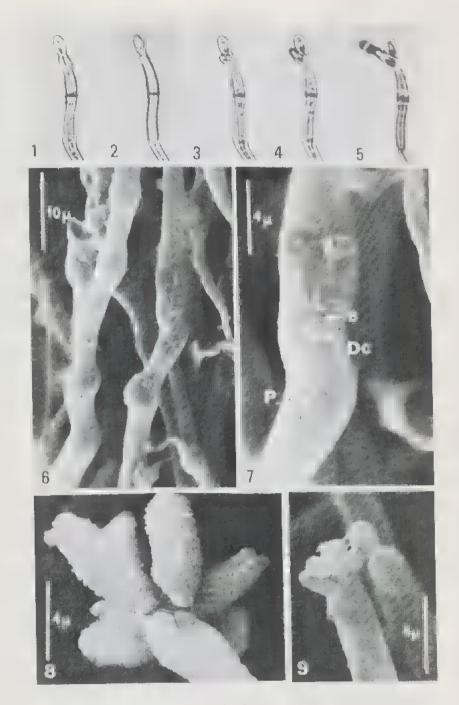


Planche I



